云 南 植 物 研 究 1998, 20 (4): 383~393
Acta Botanica Yunnanica

槭属的系统演化与地理分布*

徐廷志
(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 槭属(*Acer* L.)属槭树科(Aceraceae), 200种, 分布于亚、欧、北美和非洲北缘。本文研究了槭属的系统演化、地理分布、起源与扩散。认为: (1) 槭树科与无患子科关系密切, 槭属是槭树科2属中较进化的类群。(2) 在原始而典型的槭属植物的基础上, 槭属沿花的各部减少, 有的器官甚至向完全退化的方向演化, 但也有少数向增加数目的方向特化。(3) 讨论了槭属4亚属23组的演化趋势, 并绘制出其系统演化图。(4) 槭属起源于侏罗纪的中国四川东部、湖北、湖南及其邻近地区, 并向西、东北和南方扩散而进入西亚、欧洲、非洲北缘、北美洲和马来半岛至印尼。

关键词 槭属, 系统演化, 地理分布, 起源与扩散
分类号 Q 949

The Systematic Evolution and Distribution of the Genus *Acer*

XU Ting-Zhi
(*Kunming Institute of Botany*, *The Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The genus *Acer* L. contains 200 species and is distributed in Asia, Europe, N Africa and N America, especially the Yangtze River Valley probably is a distribution center. The systematic evolution, origin and spread of *Acer* are discussed. The following hypotheses are suggested.

(1) The Aceraceae is closely related Sapindaceae. The *Acer* L. is advanced genus in Aceraceae. (2) Based upon the primitive and typical plants, some plants of the genus *Acer* were evolved in direction of reduction or even of entire degeneration of the elements of flower, some others were specialized by increasing of the elements of flower. (3) The evolutionary relationship of the four subgenera and twenty three sections of *Acer* are discussed. A figure showing their evolutionary relationship is provided. (4) The plants of *Acer* were found in the Jurassic in E Sichuan, Hubei, Hunan and neighbourhood in China, then spread to W Asia, Europ, N Africa and N America.

Key words *Acer*, Systematic evolution, Distribution, Origin and spread

1996年笔者发表"槭属的一个系统"(徐廷志, 1996), 该系统将槭属分4亚属23组33系200种。在该系统的基础上, 本文重点讨论槭属植物的系统演化趋势和亚属、组间的亲缘关系及其有关起源与扩散问题。

---

* 国家自然科学基金资助项目
1998-05-04收稿, 1998-06-05接受发表

1 槭属的研究历史与分类系统的回顾

槭属（*Acer* L.）属槭树科（Aceraceae）。槭属（*Acer*）是法国学者 Tournefort 于 1719 年命名的，大植物学家 Linnaeus 沿用他的 *Acer* 名称而且成立一个明确的属 *Acer* L.。

Pax（1885）首先对槭属进行了全面而系统的研究。他的研究涉及槭属的一般形态、分类系统、地理分布、化石材料和系统发育。他将槭属分为 4 个大群，14 组。1902 年又调整为 13 组。他所注意的许多分类特征，大多数现在仍然是重要的。在这之后，Rehder（1905），Koidzumi（1911），Pojarkova（1933），方文培（1939，1981），Ogata（1967），Marray（1970），Wolfe and Tanai（1987）等先后发表了槭属的系统以及讨论槭属演化关系的文章。在前人研究的基础上，笔者曾对槭属进行了一些研究（徐廷志，1983～1996）。

2 槭属的系统位置

槭树科 Aceraceae 是北温带分布的科，含 2 属。金钱槭属 *Dipteronia* Oliv.，2 种，分布于中国中部和西南部。槭属 *Acer* L.，200 种，分布于亚、欧、北美和非洲北缘。

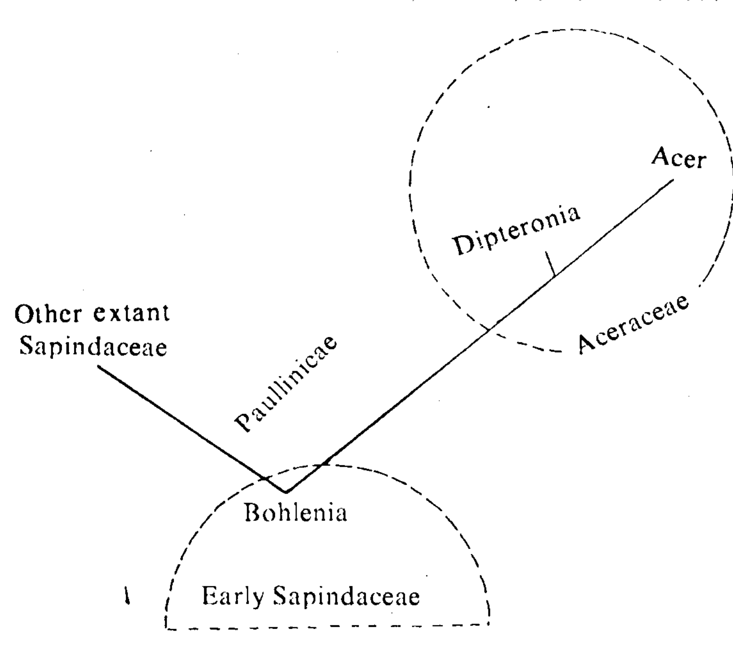


图 1 槭树科与其他类群亲缘关系

Fig.1 The cladistic relationships of Aceraceae and alied taxa

槭树科与无患子科（Sapindaceae）关系密切（图 1）。图 1 中，Bohlenia 是一绝灭类群，在形态上与槭树科和 Paullinieae 极为相似（Wolfe and Tanai，1987）其特征为后二者之结合。Bohlenia 的叶为奇数羽状复叶，叶片边缘有锯齿。Bohlenia 的翅果单个看与金钱槭没有区别，但 Bohlenia 的子房 3 室，而金钱槭属的子房 2 室。因此 Bohlenia 是槭树科和 Pallinieae 的有力的中间环节。

早期槭树科从如象 Bohlenia 样的祖先，托叶退化，子房减少了 1 室。叶变为对生叶而成槭属、分化出金钱槭是维持羽状复叶。槭属的系统位置如图 1。在槭树科的 2 个属中，槭属处于较为进化的位置。

3 槭属植物的形态演化趋势

依据古植物学材料与现代存活的槭属植物形态学（花序、花、果、叶、木材、细胞学）特征，我们得出槭属的形态演化关系的如下趋势：①芽鳞：2－4 对→大于 2－4 对；②花的排列：圆锥花序→总状花序；③性别：雌雄同株→雌雄异株；④花序花数：多数（大于 50

朵）→中等数（20 — 50 朵）；⑤花序着生：顶生或侧生→仅侧生；⑥花梗：长→短→无；⑦萼片数：5→小于 5→4 - 5 - 6→4 - 0；⑧花瓣数：5 - 小于 5→4 - 5 - 6→4→0；⑨花瓣：分离→合生；⑩花瓣：平展→爪→凹穴→卷曲；⑪雄蕊数目 8→8 - 10→大于 10 或 6 - 8，小于 6；⑫花盘：有→无；⑬性别：雄花与两性花同株→雄花与两性花异株→雌雄异株；⑭传粉媒介：虫媒→风媒；⑮物候：先叶后花→先花后叶；⑯小坚果：膨大、对称→膨大、不对称；⑰小坚果轮廓：圆形→椭圆形、纺锤形、三角形；⑱小坚果表面：平滑→带凸；⑲小坚果脉型：网脉→近平行脉；⑳小坚果脉：大小相等→1 或更多的大型脉；㉑小坚果大小：中等大（0.5 — 1.0 cm）→大于 1 cm 或小于 0.5 cm；㉒小坚果角：小于 20°→大于 20°；㉓连接角：中等 40° - 45°→大于 50°；㉔翅：无槽→有槽；㉕愈合近基脉：小于 8 条→大于 7 条；㉖翅脉：不聚合→聚合；㉗网脉：无→有；㉘翅长与小坚果长比：约 1:1→大于 1.5:1 或更大；㉙叶序列：单叶→3 小叶、羽裂、5 小叶；㉚初级脉：3 - 5→大于 5，3，1；㉛裂片：3 - 5 裂→大于 5，5 或不裂；㉜裂片长：大致相等→中裂片大；㉝木射线：4 - 5 细胞→5 - 7 细胞或大于 8 细胞；㉞射线长：小于 1000 μm→大于 1000 μm；㉟晶体：无→出现；㊱细胞学：二倍体→四倍体（2n = 2x = 26→2n = 4x = 52）。

依据以上槭属形态演化趋势，笔者认为原始的典型的槭属植物的特征：（1）多花组成的圆锥花序，顶生或侧生；下面有 2 ~ 3 对苞叶；（2）花程式 K5/C5A8，花盘厚，雄蕊着生于花盘内；（3）雄花与两性花同株；（4）翅果连接角 40 ~ 45°，小坚果无毛，中度而对称的膨大，翅在小坚果远轴边伸长；（5）叶为单叶，掌状脉；（6）木射线为 4 - 5 细胞；（7）具乳汁素；（8）x = 13；（9）芽鳞 2 ~ 4 对。

4　槭属的系统发育

按照徐廷志（1996）的槭属系统，现就槭属的系统发育与各亚属、组的亲缘关系讨论如下。

4.1　亚属间的演化关系　关于槭属的演化，如上面所述，许多学者作了探讨并有自己的结论。这些结论对人类认识槭属的自然发展规律方面都起到推动作用，而且使对槭属的形成与发育的认识一步一步的向客观的自然法则深入而接近。但是，正如 Pojarkova（1933）所述“槭属是一个相当难搞的属”。在前人研究的基础上，笔者研究了多年，形成了对槭属系统演化上的一些观点。

槭属 4 个亚属的特征与地理分布见表 1。依据本文阐明的形态演化趋势，槭属 4 个亚属的亲缘关系应该比较清楚。槭属亚属 Subgen. Acer 的特征，如单叶，圆锥花序，花杂性，雄花与两性花同株，花 5 数，雄蕊 8 ~ 12，有花盘等，这些特征与原始而典型的槭属植物十分接近，故它在槭属中，是最原始的一个亚属。尖叶槭亚属，Subgen. Arguta 是槭亚属的一个分支演化来的，它可能与组 Sect. Rubra 关系密切，Sect. Rubra 雌雄异株，花束状（有 3 ~ 5 朵花），花 5 数，雄蕊 5 ~ 6 枚，生于花盘外侧，单叶，先端 3 浅裂，这些特征与 Subgen. *Arguta* 十分接近，可以说 Subgen. Arguta 是从 Subgen. Acer 的 Sect. Rubra 演化而来的。梣叶槭亚属 Subgen. Negundo 是从槭亚属的另一支演化来的，它可能是通过 Sect. Trifoliata 直接演化来的。Sect. Trifoliata 的花杂性，雄花与两性花同株或异株、伞房花序或聚伞花序演化为

雌雄异株，总状花序。3小叶的复叶变化3～7小叶组成的复叶，不过梣叶槭亚属花成为4－5－6数，有时花瓣退化，雄蕊4～6枚，花盘微发育或退化表明该亚属在演化上已进了一步。枥叶槭亚属 Subgen. Carpinifolia 是一个较远离其它3个亚属的一个特殊类群。依据槭属

表1　槭属4个亚属的特征与地理分布

Tab 1. The characteristics and distribution Pattern of four subgenera in *Acer* L.

亚 属 Subgen.	槭亚属 *Acer*	尖叶槭亚属 *Arguta*	梣叶槭亚属 *Negundo*	枥叶槭亚属 *Carpinifolia*
特征 Characteristics	芽鳞2～6枚 Bud scales 2～6	芽鳞2对 Bud scales 2 pairs	芽鳞2对 Bud scales 2 pairs	芽鳞8～12枚 Bud scales 4～6 pairs
	单叶，不分裂或分裂 Simple not－lobed or lobed	单叶，3～5裂或不裂掌状脉 Simple 3～5 lobed or nnogan lobed	3～7小叶组成的复叶 3～7－foliat	叶长椭圆形，不分裂，叶脉的侧脉18～25对羽状平行 Simple, elliptic. not lobed
	花杂性，雄花与两性花同株或异株 Andromonoecious or Androdioeciors	雌雄异株 Dioecious	雌雄异株 Dioecious	雌雄异株 Dioecious
	花序圆锥状或伞房状稀总状或穗状 Panicle, or Corymbose or raceme or spike	总状花序 Raceme	总状花序 Raceme	总状花序 Raceme
	花5数，极稀不发育雄蕊4～12常8枚 Flowes 5－merous verynare not development stamens 4～12, ususally 8	花4数，雄蕊4枚 Flower 4－merous stamens 4	花4～5～6数或有时花瓣退化，雄蕊4～6枚 Flower 4～5～6 merors or sometims o, stamens 4～6	花4数，有时花瓣退化雄蕊8～14枚 Flower 4 merous or petals o, stamens 8～14
	花盘发育 Disk Present	无花盘 Disk absent	4～6枚，花盘微发育 Disk Vestigial or Disk absent	无花盘 Disk absent
地理分布 Distri.	亚、欧、北美和非洲北缘 Asia, Euope, America and N Afric	东亚 E Asia	日本、中国、北美 China, Japan, N America	日本 Japan

形态特征演化的趋势，可能是从槭亚属的 Sect. Distyia 演化来的。Sect. Distyia. 花杂性，雄花与两性花同株，总状花序有30～100朵，花5数，雄蕊8，单叶不分裂，在此基础上，Subgen. Carpinifolia 有长足的进化，成为芽鳞8～12枚，雌雄异株、总状花序、花4数、有时花瓣退化，雄蕊8～14枚，无花盘，但叶保留了单叶不裂，边缘有锯齿的特征，而其叶脉演化为羽状平行侧脉，这在槭属是十分特殊的。从细胞染色体方面讲，其他3个亚属均为二倍体（2n＝2x＝26），而枥叶槭亚属 Subgen. Carpiniflia 仅1种 *A. carpinifolium* Sieb & Zucc, 则为四倍体 2n＝4x＝52，仅分布于日本岩手以南，四国，九洲（图4）。

本系统将槭属分为4亚属的结论，得到槭属各种种子蛋白质亲缘关系研究方面的支持（Momotani, 1962）。同时它们的历史渊缘在地理分布方面也得到证实。

4.2　槭亚属各组之间的系统演化　在槭属中，槭亚属（Subgen. Acer）是极大的一群植物，共分18组。槭亚属的演化是分三支进行的，它们之间在漫长的演化进程中，有不少类群已

经绝灭（Wolfe and Tanai，1967）而形成了分3个支系的演化格局，Pojarkova（1933），Ogata（1967）等也持这种观点。Sect. Microcarpa花杂性，雄花与两性花同株，圆锥花序或伞房花序，花5数，雄蕊8，着生于花盘内侧，花盘盘状。单叶，3~5裂。Sect. Palmata花杂性，雄花与两性花同株，伞房花序，花5数，雄蕊8，着生于花盘内侧，单叶，掌状分裂为5~13裂。Sect. Ginnala花杂性，雄花与两性花同株，伞房花序，花5数，雄蕊8，着生于花盘外侧，单叶，3~5裂。Sect.Distyla花杂性，雄花与两性花同株，30~100朵组成总状花序，花5数，雄蕊8，单叶，不分裂。如前所述，枥叶槭亚属，Subgen.Carpinifolia可能是从本组演化而来的。Sect.Platanoides花杂性，雄花与两性花同株，伞房花序，花5数，雄蕊5~8，着生于花盘内侧边缘，单叶，3~5裂或不分裂，裂片边缘全缘。Sect. Parviflora花单性，雌雄异株，总状花序有400~1000朵花，花5数，雄蕊8，着生于花盘内侧，单叶，5~7裂。以上这6个组，它们之间的演化是自然的，从低级到高级。Sect.Microcarpa的特征接近于本文所描述的典型的槭属原始类型，所以它是槭属中的原始类群。而Sect.Parviflora虽然它的花单性，雌雄异株，这是进化性状，但它依然保持花5数，雄蕊8，着生于花盘内侧等原始性状。所以它只能在这一群植物内而成为演化的较高级者。

Sect. Acer花杂性，雄花与两性花同株，伞房花序，花5数，雄蕊8，着生于花盘内侧，单叶，5裂。Sect. Macrophylla花杂性，雄花与两性花同株，花5数，雄蕊8枚，单叶，5深裂。Sect. Integrifolia花杂性，伞房花序或圆锥花序，花5数，雄蕊5~10（常8），着生于花盘内侧，单叶，多为常绿，不裂或3裂，边缘通常全缘。Sect. Goniocarpa花单性，雌雄同株，伞房花序，花5数，雄蕊8，单叶，常3裂。本组3系，计7种，产欧、中亚、非洲，中国有一种，异色槭 *Acer discolor* Maxim. 方文培（1981）将它列入Sect，Integrifolia中，因花系单性，同株，显然列入后者是不合理的。Sect. Hyptiocarpa花单性，异株或杂性，雄花与两性花同株，常成总状序，花5数，雄蕊8~12枚，着生于花盘外侧或内侧，单叶，不裂。Sect. Lithocarpa花单性，异株，圆锥花序、伞房花序、总状花序，花5数，雄蕊8~12枚，生于花盘内侧，芽鳞多数，单叶3~5裂。Sect. Pantaphylla花杂性，雄花与两性花同株，伞房花序或伞房状圆锥花序，花5数，雄蕊8，着生于花盘内侧，掌状复叶，有披针形小叶3~7（通常5）。Sect. Trifoliata花杂性，雄花与两性花同株或异株，伞房花序或聚伞花序，花5数，雄蕊8~12（通常8），着生于花盘内侧，3小叶组成的复叶。Sect. Saccharodendron花杂性，雄花与两性花同株，伞房花序成束，花5数，无花瓣，萼片合生，无花盘。以上这9组，看起来比较杂乱，但按照本文所列出的36个从低级到高级演化的器官性状，很容易得出它们之间的亲缘关系线（图2）。

Sect. Macrantha冬芽有柄，花杂性或单性，同株或异株，是比较多样和原始的。总状花序，花5数，雄蕊8~10枚，着生于花盘外侧。单叶，3~5裂或不裂。Sect. Rubra雌雄异株，花序束状（有3~5朵花），花5数，雄蕊5~6枚，着生于花盘外侧，单叶，先端3浅裂。本群是比较复杂的一类型。Sect. Glabra雄花与两性花同株，但其叶演化至3小叶，说明比前组又进一步。Sect. Rubra是雌雄异株的，花序束状，显然是进化的。从地理分布上分析，Sect. Macrantha分布于东亚、北至西伯利亚，Sect. Glabra仅一种产美国西部，可能是前一组从白令陆桥迁移过去而形成的。Sect. Rubra 3种，1种产日本，2种产美国，可能是

同样方式迁移到日本和美国的。综上所述，槭属各亚属和组的亲缘关系如图 2。

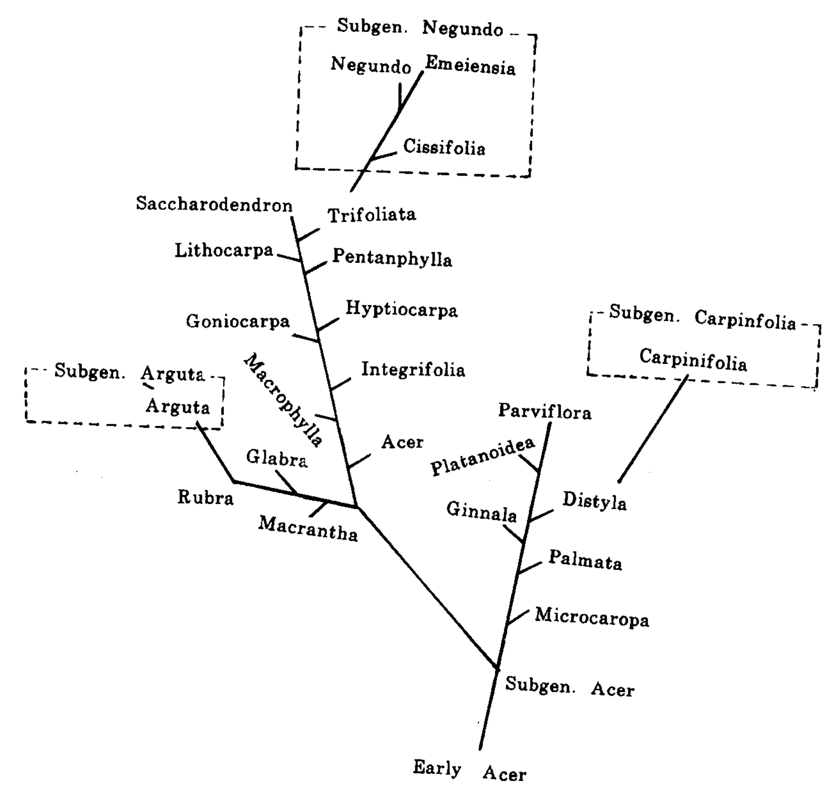


图 2 槭属各亚属、组的亲缘关系

Fig.2 The relationships of the genus *Acer* and its Subgenera and Sections

5 槭属的地理分布、起源与扩散

5.1 地理分布 槭属是北温带分布的属。在亚洲分布的北界在俄罗斯西伯利亚约北纬 55°（*A. ginnala* Maxim.）南界在南纬 10°的苏门答腊，爪哇和苏拉威西的热带山地（仅 1 种 *A. laurinum* Hassk.）。在欧亚大陆西边的欧洲，分布区北界延伸到英国北部的梅恩兰岛（北纬 62°，*A. platanoides* L.），南欧有一种延伸到非洲东北部（*A. opulus* Miller）。在北美，分布区北界为加拿大的魁北克（北纬 57°，*A. macrophyllum* Pursh），南界为危地马拉（*A. skatchii* Rehd.）。分布海拔最低的种，如 *A. mono* Maxim; *A. carpinifolium* Sieb. & Zucc.; *A. cissifolium* Koch 等生于海岸边。分布海拔最高的种，可达海拔 4 000 m，如 *A. caudatum* Wall。

槭属植物，从在世界各大洲的分布格局看，亚洲 175 种，欧洲 15 种，北美洲 11 种，非洲北缘 1 种，南美洲北缘 1 种。很明显，槭属植物的现代分布中心在亚洲。槭属植物在世界各国分布的种类依次为中国 148 种、日本 27 种、原苏联 25 种、印度 13 种，土尔其 11 种，美国和加拿大 11 种，朝鲜 9 种，锡金 9 种、尼泊尔 8 种，巴基斯坦 6 种，法国 6 种，不丹 4 种，越南 3 种，泰国 3 种，缅甸 3 种，英国 3 种，意大利 2 种，伊朗 2 种，马来西亚、印度、印度尼西亚 1 种，菲律宾 1 种，埃及 1 种。

从上述槭属植物地理分布规律分析，正如本文所述，槭属起源于中国四川东部、湖北、湖南及其邻近地区，现存种类约 100 种以上，之后向各方扩散，离起源地越远，种类越少，这种分布格局，证明槭属起源于亚洲东部的论点的正确性。

槭亚属 Subgen. Acer 是槭属 4 个亚属中最大的亚属，其分布也是槭属的分布区，因为其他 3 个亚属的分布区均在此亚属的分布区内（图 3）。枥叶槭亚属 Subgen. Carpinifolia（Koidzu-

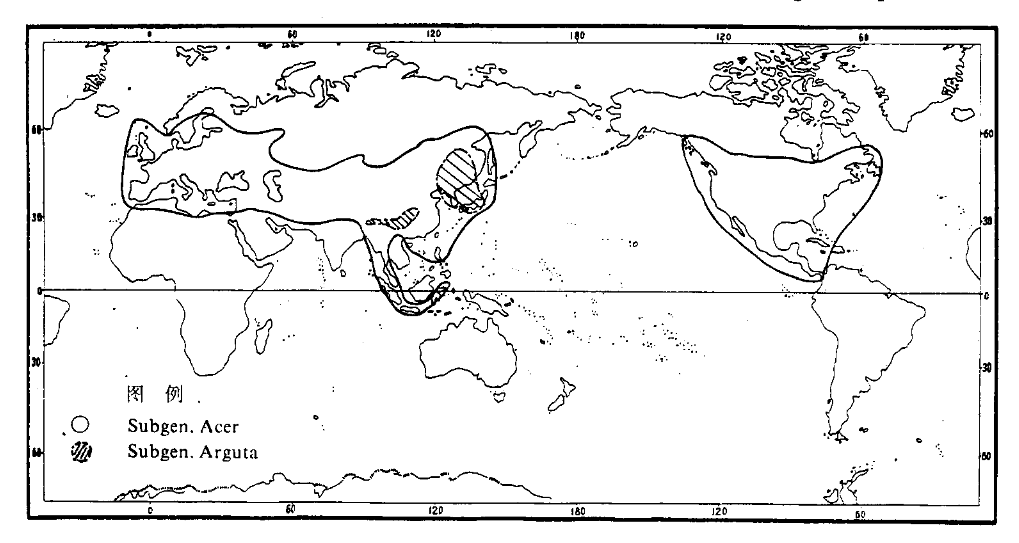


图 3　槭亚属和尖叶槭亚属的分布

Fig.3　The distribution of Subgen. Acer and Subgen. Arguta

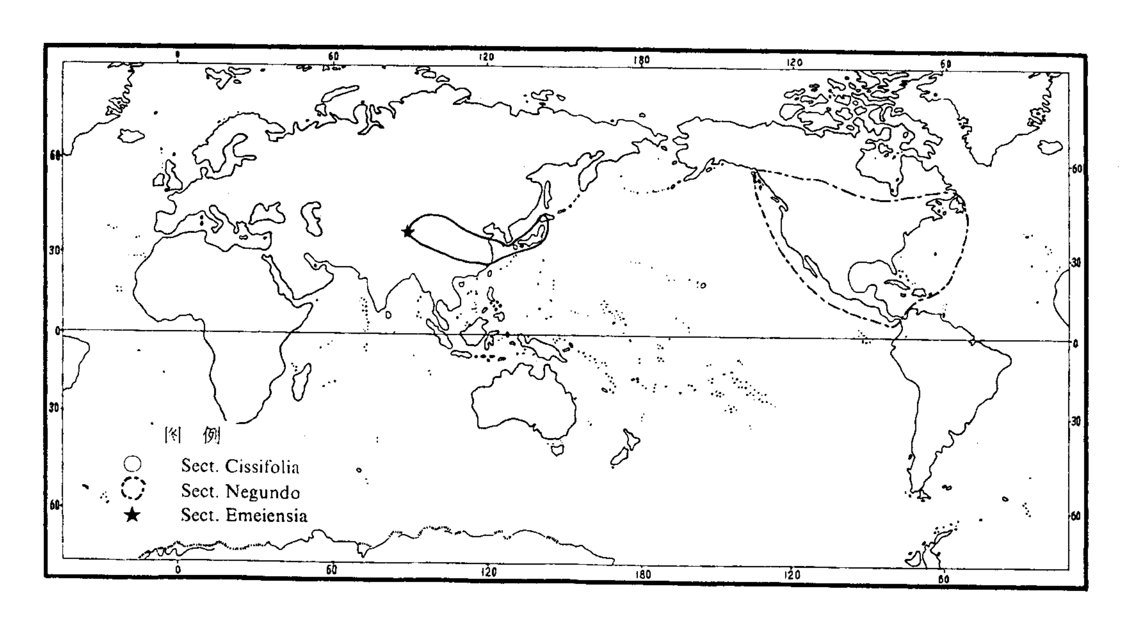


图 4　梣叶槭亚属的分布

Fig. 4　The distribution of Subgen. Negundo

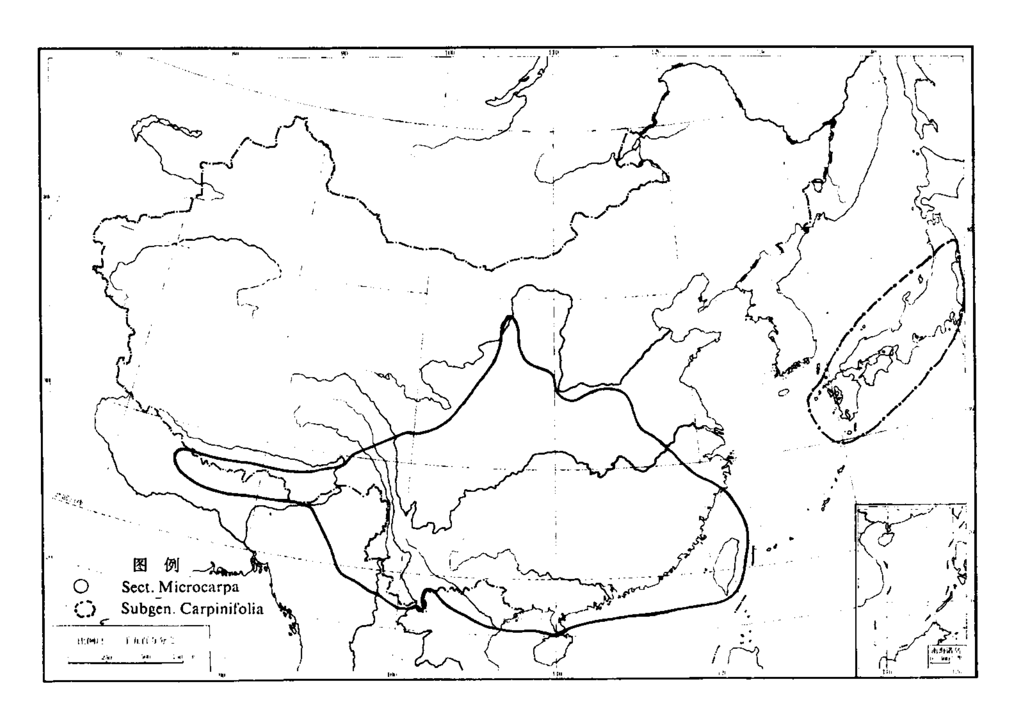


图5 枥叶槭亚属和小果槭组的分布

Fig.5 The distribution of Subgen. Carpinifolia and Sect. Microcarpa

mi) Momotani 仅1种 *A. carpinifolium* Sieb. & Zucc. 分布于日本本州（岩手县以南）、四国、九州（图5）。尖叶槭亚属 Subgen. Argufta (Pojark.) Pojark. 6种，间断分布亚洲东部，中国西南和西部有4种，其中1种 *A. acuminatum* Wall, ex D. Don 分布在西喜马拉雅。中国东北、朝鲜、西伯利亚东部分布1种 *A. barbinerve* Maxim.。日本有1种 *A. arguta* Maxim.（图3）。栓叶槭亚属 Subgen. Negundo 3组 .Sect. Cissidifolia 2种。其中1种 *A. cissifolium* Koch 分布于日本，另1种 *A. henryi* Pax 分布于中国黄河流域、长江中下游。Sect. Emeiensia T. Z. Hsu 仅1种 *A. emeiense* T.Z.Hsu 分布于中国四川峨眉山。Sect. Negundo，仅1种 *A. negundo* L.，分布于北美洲，南达危地马拉（图4）。

鉴于槭亚属小果槭组 Sect. Microcarpa Pojark. 是槭属中较原始类群，有必要讨论其地理分布。本组36种。如上所述，本组的特征最接近于原始的典型的槭属植物，这36种，全部分布于东亚大陆，主要集中在中国西南部、中部和东南部，也涉及到周边的越南北方、缅甸北部、印度东北部、不丹、锡金和尼泊尔东部（图5）。这种分布格局，应该说是槭属起源于东亚的一个旁证。

5.2 起源与扩散 槭属植物是构成现代北半球落叶林的最大的属之一。其化石在北半球各大陆地区发现。但是，化石的分布与现在生存的种类的分布不尽一致。

槭属的发生与发展在各地史时期的状况见表2（Deschenes1970）。Pax（1926）和 Pojarkova（1933）认为槭树科起源于侏罗纪的东亚山区的观点是科学的。因为在美国东部拉里坦层，发现大约6000万年前的槭属植物 *Acer amboyense* Newberry，这是白垩纪的赛诺曼期。从

渐新世初期（约2500万前年）槭树科发生了极大的变化和分化，此后，各类群的发展与消亡在北半球各地区反反复复直到现在。

本文确定起源地，主要依据原始类群所在地，以及这些所在地是在地史上相对稳定，具备原始类群诞生地的条件。东亚、特别是中国四川东部、湖北、湖南及其邻近地区具备了这些起源地的条件而且这些地区槭属分布原始类群多（如 Sect. Microcarpa），且现存种类多（约100种）。笔者认为，槭属起源于中国四川东部、湖北、湖南及其邻近地区。这一观点与 Pax（1926）、Pojarkova（1933）槭属起于东亚山区的认识基本一致，而且更具体化了。

槭属的扩散。Pojarkova（1933），徐廷志（1983）认为槭属在东亚起源之后，向三个方向扩散，第一是向西通过西亚近入欧洲和非洲东北缘，再通过大西洋到北美东海岸；第二是向东北沿亚洲内陆的山系和中部的山脉，经大兴安岭沿鄂霍次克海岸边，经历第三纪的大部分时期从东亚进入北美西海岸；第三为南方路线，从槭属起源地向南经马来半岛进入印尼的苏门答腊、爪哇、苏拉威西。

表2 槭属的历史发展和各地质时期的主要气候的有关理论

Table 2 Evolutional history of *Acer* and the related theory about the climates in the geological periodes

年代 EAX	时 期 period	气 候 climate	槭属的历史 Acer history
第四纪 the Tertiary Period	全新世 Holocene	易变化 Variable	许多槭属种类适应特殊条件，形成形态学、生理学、遗传学和生态学的独特特征。 Many species of *Acer* development of morphological, physiological, genetical and ecological cheracteristics adapted to special conditions
	更新世 Pleistocene	冰河作用 Glaciation	最终的形成和数量众多的种类固定 Final formation and fixation of numerous races (Pax 1926; Pojarkova 1933)
第三纪 the Quaternary Period	上新世 Pliocene	温和局部半干燥 Temperate, Locally semi-arid	现代种类形成 Formation of present-day species (Pojarkva 1933; Stebbins 1947; Braun 1950)
	中新世 Mioecne	凉，局部干燥 Cool, locally arid	在北美 Acer 大量发展（Pax 1926） Maximum development of *Acer* in Victorin 1935)
	渐新世 Oligocene	暖 Warm	槭属变异类型形成 Formation of various types of *Acer* (Pojarkova 1933)
	始新世 Eocene	暖－温和 Warm-temper	槭属扩散的第一时期 First period of migration of *Acer* (Pojarkova 1933)
中生代 Mesozoic	白垩纪 Cretaceous	均为暖和寒冷渐结束 Warm uniform colder, towarrd the end	槭属扩散到北美 Migration of *Acer* in N America (Chaney 1949; Croijat 1952)
	侏罗纪 Jurassic	极地寒冷、亚热带暖和 Cold at poles, warm subtropic	北美出现槭属 Appearance of *Acer* in N America (Chaney 1949; Croizat 1952) 槭属在东亚起源 Origin of *Acer* in E Asia (Pojarkova 1933; Danserean 1957)
	三叠纪 Triassc		

关于槭属起源地与扩散途径的上述论点，得到 Chang Chin-sung and David E. Giannasi (1991) 对槭属植物的黄酮化学进行研究后植物化学方面的支持。

6 小 结

(1) 槭树科与无患子科关系密切。槭属是槭树科中较进化的类群。早期的槭树科植物是从像 Bohlenia 样的祖先，托叶退化，子房减少了1室，叶变为对生叶而形成槭属的。分化出金钱槭 (Dipteronia) 的路线是维持羽状复叶。

(2) 原始的、典型的槭属植物，其特征为多花组成的圆锥花序，顶生或侧生，下面有2~3对苞叶；花程式 K5/C5A8；雄花与两性花同株；翅果连接角40~45°，小坚果中度而对称的膨胀大，翅在小坚果远轴边伸长，叶为单叶、掌状脉；木射线为4~5细胞，有乳汁；染色体 x=13，芽鳞2~4对。

(3) 槭属内的演化是在上述原始的典型的槭属植物基础上，按照上述芽鳞，花和花序，果、叶、木材和细胞学的特征演化关系而展开系统演化的，其主要方式是花的各部减化而进行的。花的各部数量减少，有的器官甚至完全退化 (如花瓣、花盘)。自然界有这样的特点："对于种的生存、繁育、成活率越高以及营养利用越经济，则越是比较进化" (史旦宾斯，1963)。而花萼、花瓣、雄蕊的增加是优势的自然条件下特化，如 Sect. Emeiensia 六数花等。虫媒到风媒是一种进化，因为在没有昆虫的情况下能借助于风力来传粉，以繁育后代，并随之有许多适应性进化，如先花后叶 (*A. negundo* L.)。槭属的系统演化关系见图2。

(4) 槭树科起源于侏罗纪，起源地在中国四川东部、湖北、湖南及其邻近地区，起源之后从起源地向北、向西、向南方散布到达欧洲、北美、非洲北缘和马来半岛至印尼。

致谢 李锡文教授，闵天禄教授、庄璇教授审阅本文，并提出宝贵意见。

参 考 文 献

方文培，1966. 中国槭树科的修订. 植物分类学报，**11** (2): 139~187
方文培，1981. 中国植物志第46卷，槭树科. 北京：科学出版社，66~291
史旦宾斯 G. L著，复旦大学遗传研究所译，1963. 植物的变异和进化. 上海：上海科技出版社
徐廷志，1983. 槭属的新植物. 植物分类学报，**21** (3): 337~342
徐廷志，1983. 我国横断山区槭属植物地理分布与区系特征. 云南植物研究，**5** (4): 391~400
徐廷志，1983. 峨眉山槭属一新种. 云南植物研究，**5** (3): 281~282
徐廷志，1985. 槭属一新组. 植物分类学报，**23** (4): 316
徐廷志，1986. 西藏植物志第3卷，槭树科. 北京：科学出版社，414~156
徐廷志，1991. 云南植物志第5卷，槭树科. 北京：科学出版社，199~249
徐廷志，1992. 色木槭的变异式样及其分类学. 广西植物，**12** (3): 229~234
徐廷志，粟和毅，1992. 峨眉山槭属植物的地理分布与区系特征. 广西植物，**12** (1): 15~21
徐廷志，1995. 论长江流域槭树资源与利用. 山地研究，**13** (3): 177~180
徐廷志，近田文弘，1996. 中国—日本槭树资源与园林. 昆明：云南科技出版社.
徐廷志，1996a. 槭树科的地理分布. 云南植物研究，**18** (1): 43~50

徐廷志，1996b. 翅果形态及其在槭树科分类、演化上的意义. 广西植物，**16** (2)：109 ~ 122

徐廷志，1996c. 槭属的一个系统. 云南植物研究，**18** (3)：277 ~ 292

Almstedt M F, 1993. An anatomical study of the inflorescence of the certain species of *Acer*. (Thesis. Cornell University, not printed) 1 ~ 17. Plate 1 ~ 9

Chang China-Sung, David E. Giannasi, 1991. Foliar Flavonoids of *Acer* Sect. Palmata series Palmata. *Systematic Botany*, **16**(2): 225 ~ 241

Fang Wen-pei, 1939. A monograph of Chinese Aceraceae. *Contr Biol Lab Sci Soc China Bot*, Ser, **11**:1 ~ 341

Hall B A, 1951. The floral anatomy of the genus *Acer*. *Amer Jour Bot*, **38**:793 ~ 799

Hall B A, 1954. Variablity in the floral anatomy of *Acer negundo*. *Amer Jour Bot*, **41**:529 ~ 532

Jean-Marc Deschenes, 1970. the history of the genus *Acer*, A Review. *Le Naturalist Canadien*, **97**:51 ~ 59

Ken Ogata, 1967. A Systematic Study of the Genus *Acer*, Reprinted from the Bulletin of the Tokyo Univ. Forests no. 63. 89 ~ 206

Kidzumi, 1911. Revixio Aceracearum Japonicarum. *Jour Coll Sci Univ. Tokyo*, **32**(1):1 ~ 75

Momotani Y, 1961. Taxonomic study of the genus *Acer* with special reference to the seed proteins I. Taxonomic characters. *Mem Coll Sci Univ Kyoto*, *ser B*, **28**:455 ~ 470

Momotani Y, 1962. Ⅱ. Analysis of protein. *Mem Coll Soc Univ Kyoto*, *ser B*, **29**:81 ~ 102

Murray Jr, Albert Edwand, 1970. A monograph of the Aceraceae. Umiv Microfilms international Ann arbor. Michigan. USA. 1 ~ 332

Pax F, 1885. Monographic der gattung *Acer*, Allgeminer Teil Engler's Bot Jahrb, **6**:287 ~ 374

Pax F, 1902. Aceraceae, Engler's Pflanzenreich Ⅳ 163, Ht. 8:1

Plowman A B, 1915. Is the box elder a maple? A study of the comparative anatomy of Negundo. *Bot Gaz*, **60**:169

Pojarkova A Ⅰ, 1933. Botanico-geographical survey of the maples in USSR, in connection with the history of the whole genus *Acer* L. *Act Inst Bot Acad Sci USSR*, *ser* 1. fasc **1**:224 ~ 374

Rehder A, 1905. The maples of eastern contiental Asia, In Sargent Trees and Shrubs. **1**: 131 ~ 181

Rehder A, 1922. New species, varieties and combinatons from the herbarium and the collections of the Arnold Arboretum. *Jour Arn Arb*, **3**:207 ~ 224

Warson G, 1903. Systematisch-anatomische Untersuchungen des Blattesder Gattung Acer mit besondererer Berucksi-chtigung der Milchsaftelemente. *Beih Bot Zentra* lb, **15**:493 ~ 601

Watari S, 1936. Anatomical studies on the vascular system in the petioles of some species of *Acer*, with notes of the external morphological features. *Jour Fac Sci Univ Tokyo*, *Sect*. Ⅲ **5**:1 ~ 73

Wolfe J A, Tochimasa Tanai, 1987. Systematics, phylogeny, and distribution of *Acer*(Maples) in the Cenozoic of Western North America. *Jour Fac Sci Hokkaido Univ*, Ser Ⅳ. **22**(1):1 ~ 246